

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

Katedra ekologie



Bakalářská práce

**Funkce různých typů zpěvu a jeho struktur
u pěvců**

Functions of different song types and song
structures in songbirds

Iveta Pišvejcová

Školitelka: RNDr. Tereza Petrusková, Ph.D.

Praha, 2012

PROHLÁŠENÍ

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím citované literatury. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 11. května 2012

.....
Iveta Pišvejcová

PODĚKOVÁNÍ

Ráda bych na tomto místě poděkovala své školitelce Tereze Petruskové za mnoho rad a připomínek, ohromnou trpělivost a především za to, že mě dokázala svým elánem nadchnout pro vědu. Velké díky patří také mé rodině a Pavle Vašíčkové za jejich podporu po celou dobu bakalářského studia.

ABSTRAKT

V této literární rešerši shrnuji dosud známé informace o výskytu různých typů zpěvu a jeho charakteristických struktur, u kterých se určilo, v jakém kontextu jsou používány, zda pro jejich užití existují nějaká obecná pravidla a jak moc jsou platná napříč druhy.

Práce je zaměřená na samce pěvců (Passeriformes) mírného pásma, kteří přilétají brzy na jaře na hnízdiště a obvykle v tomto období intenzivně zpívají. V závislosti na druhu a zejména u jednotlivců, má však zpěv různé strukturní složení a časové a frekvenční parametry. Některé druhy používají složité zpěvy a jejich složení mohou během produkce měnit podle toho, komu je zpěv směřován. V tomto případě vypovídá o kvalitě samce délka a propracovanost zpěvu z hlediska počtu a variability slabik. Na druhou stranu některé druhy používají pouze jeden typ zpěvu. Jedinci se pak liší mezi sebou ve způsobu produkce celého zpěvu nebo jen konkrétních struktur. Například slabiky velkého frekvenčního rozsahu a délky jsou považovány za energeticky náročné pro produkci, tudíž mohou být dobrým indikátorem zdatnosti samce. Krátké slabiky produkované v rychlejším tempu jsou nejen energeticky náročné na produkci, ale mohou například i značit agresivní záměry vůči cizím samcům. Obecně můžeme odvodit funkční význam určitého zpěvu podle období před a po spárování a podle fáze rozmnožovacího cyklu samic (fertilita, kladení vajec, inkubace, atd.). Často bývá zpěv samců v období před spárováním spojován s funkcí vábení budoucí partnerky. Naopak samci zpívající po spárování zřejmě odpuzují rivaly z dosahu teritoria. Když je samice fertilní, snaží se ji hlídat pomocí produkce zpěvu a zabránit tak konkurujícím samcům se s ní spářit, přičemž sami mohou usilovat o mimopárové kopulace s jinými samicemi. Další možné funkce jsou například individuální rozpoznávání, ochrana proti predátorům, koordinace krmení.

Klíčová slova: Passeriformes, pěvci, funkce zpěvu, typy zpěvu, struktury zpěvu, produkce zpěvu, mezipohlavní interakce, vnitropohlavní interakce

ABSTRACT

In this review I summarize information about different types of song and its structures in which has been well documented their context of use. I have tried to find out, if there are some generally valid rules.

The work is aimed at Passerines (Passeriformes) males living in the temperate zone. They sing the most intensively after their arrival on breeding grounds in early spring. Depending on a species and moreover an individual, the song might differ in structure, time and frequency parameters. Some species use complex songs, and change the way of its production according to attending audience. In such cases, the length and versatility of the song (the number and variability of syllables) may reflect the quality of a male. On the other hand some species with a simple song use different criteria to assess the singer quality. The individuals then differ in the way of song production or just in use of particular structures. For example, wide frequency range and length are considered to be energy-demanding for production, and so it could be a suitable indicator for a male quality. Short syllables produced at a faster rate can be not only production-demanding but can also indicate aggression. In general, we can estimate the function of a produced song according to “mating status” (before and after pairing) and a phase of reproductive cycle (fertility, egg laying, incubation etc.). Before the pairing, male singing is often associated with mate attraction. On the contrary, males singing after pairing probably repel rivals from nearby territories. When females are fertile, males are singing to ensure their paternity, and prevent competing males from mating with their females. Besides that, they are trying to attract other females and obtain extra-pair copulations. Other possible song functions are for example, individual recognition, warning against a predator or food coordination.

Key words: Passeriformes, songbirds, functions of song, song types, song structures, song production, intersexual interaction, intrasexual interaction

OBSAH

ABSTRAKT	4
ABSTRACT	5
OBSAH	6
1. ÚVOD	7
2. MEZIPOHLAVNÍ INTERAKCE	9
2.1. Lákání samic	9
2.1.1. Zpěvy delší a variabilní	10
2.1.2. Zpěvy v letu	11
2.1.3. Zpěvy kratší a stereotypní.....	12
2.1.4. Struktury zpěvu	13
2.2. Udržení paternity a mimopárové kopulace	15
2.3. Stimulace reprodukčního cyklu	16
3. VNITROPOHLAVNÍ INTERAKCE	17
3.1. Teritoriální obrana	17
3.1.1. Zpěvy kratší a stereotypní.....	18
3.1.2. Zpěvy delší a variabilní	19
3.1.3. Struktury zpěvu	20
4. DALŠÍ INTERAKCE	22
4.1. Individuální rozpoznávání	22
4.2. Obrana proti predátorům	24
4.3. Koordinace krmení	25
5. ZÁVĚR	26
6. SEZNAM LITERATURY	28

1. ÚVOD

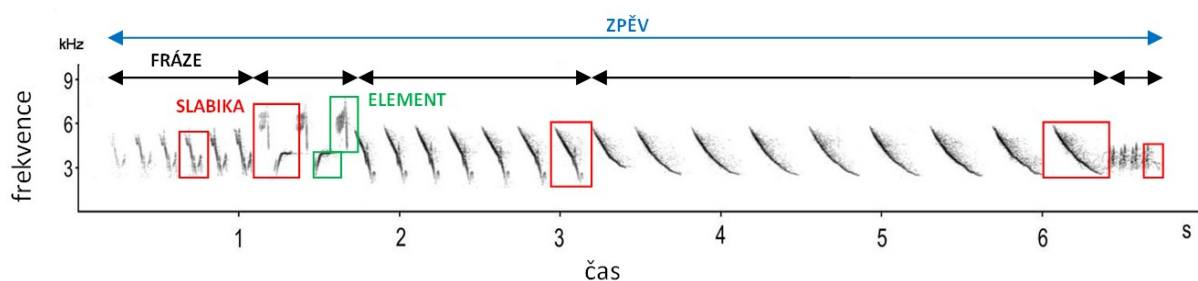
Vokální komunikace ptáků se těší zájmu vědců již mnoho let. Největší pozornost je věnována studiu zpěvu pěvců, kteří ve svých hlasových projevech dosahují ohromné variability (CATCHPOLE a SLATER 2008). V mnoha případech je zpěv klíčovým vodítkem při určování druhové příslušnosti jedince. Mezidruhové křížení zpravidla vede ke snížení biologické zdatnosti potomků. Proto je zejména pro samice, které do rozmnožování investují více, zvláště důležité správně rozeznat svůj druh (např. FLEGR 2005, str. 155). Vyplatí se to samozřejmě i samcům, jež by mohli zbytečně investovat čas a energii do interakcí se samci jiného druhu, kteří jim nekonkurují (např. CATCHPOLE a SLATER 2008).

Produkce zpěvu je u pěvců, zejména v mírném pásu, obecně přisuzována samcům. U mnoha tropických ale také některých temperátních druhů je však známo, že zpívají i samice. V tropech se uplatňují zejména v duetových zpěvech se samci, při společné obraně teritoria nebo při samičí kompetici především v místech o vysoké populační hustotě. I v mírném pásu si však samice mohou zpěvem hájit teritorium například kvůli potravě (LANGMORE 1998) nebo i lákat samce (LANGMORE a kol. 1996). Je tedy zřejmé, že za určitých podmínek působí podobný selekční tlak na obě pohlaví (GARAMSZEGI a kol. 2007). V této práci se budu zabývat pěvci mírného pásu, kde samci intenzivně zpívají obvykle pouze v hnízdním období (CATCHPOLE a SLATER 2008). Výjimkou však nejsou případy, kdy zpěv používají i mimo toto období, zejména za účelem obrany zdrojů potravy (např. KELSEY 1989) či udržování hierarchie ve skupině (např. HAUSBERGER a kol. 1995).

Většina druhů pěvců temperátní zóny však používá zpěv nejčastěji ve dvou typických kontextech - při lákání samic a obraně teritoria. Zpravidla časně z jara samci mezi sebou soupeří na hnízdní lokalitě o nejlepší teritoria, ať už z hlediska potravy či dostatečného množství míst vhodných ke hnízdění. Teritorium bývá často jedním z kritérií, podle kterých si samice vybírá partnera. Nicméně důležitým faktorem je pro samice i kondice potenciálního partnera, jíž mohou posuzovat i podle jeho pěveckých dovedností (MARLER a SLABBEKOORN 2004). Nicméně zpěv pěvců má, zejména v hnízdním období, samozřejmě celou řadu dalších funkcí. Slouží například ke stimulaci ovulačního cyklu samic, obraně proti predátorům, koordinaci krmení atd. (JOHNSON a KERMOTT 1991, RITCHISON 1995, HUNTSMAN a RITCHISON 2002, PEREYRA a MORTON 2010).

Díky rychlému vývoji počítačových technik vznikají stále nové a dostupnější bioakustické softwary, jež umožňují zkoumat zpěv na čím dále detailnější úrovni

(CATCHPOLE a SLATER 2008) a díky tomu určovat i jeho dílčí významy. A právě pro správné pochopení těchto jednotlivých funkcí je důležité umět je správně popsat a následně zanalyzovat. Termíny používané pro popis zpěvu však nejsou jednotné (např. REHNSTEINER a kol. 1998, BECKETT a RITCHISON 2010, GRUBER a NAGLE 2010) a proto zde uvádím pojmy, které budu ve své práci nadále používat. Pro představu slouží **Obrázek 1**. Základní strukturní jednotkou zpěvu je element. Slabika, jako další složka zpěvu, může být jednoduchá anebo složena z několika elementů. Právě tyto dvě charakteristiky bývají často zaměňovány (THOMPSON a kol. 1994). Série typově stejných slabik se označuje jako fráze. Soubor několika různých frází tvoří zpěv. Většina druhů pak může mít více než jednu verzi zpěvu, kterou během produkce několikrát mění. Každá verze se nazývá typ zpěvu (CATCHPOLE a SLATER 2008).



Obrázek 1 - Sonogram zpěvu lindušky lesní (*Anthus trivialis*), podle T. PETRUSKOVÉ, upraveno.

U mnoha pěvců se vyskytuje značná vnitrodruhová variabilita a zejména individuální variabilita nejen ve struktuře zpěvu ale i v jeho produkci (NOWICKI a SEARCY 2004). Z hlediska funkčního významu může způsob, jakým je zpěv produkován, hrát stejně důležitou roli jako jeho strukturní složení. Je proto třeba brát v úvahu i časové a frekvenční parametry - intenzitu (hlasitost), frekvenci a rychlost, jakou dokáží samci měnit produkci různých typů zpěvu či jeho elementů (např. RADESATER a kol. 1987, CHRISTIE a kol. 2004). Na základě odlišností kvalitativních i kvantitativních parametrů zpěvu, získávají ostatní jedinci o zpívajícím samci důležité informace, např. o zdravotním stavu, věku, individualitě, apod. (např. NOTTEBOHM a NOTTEBOHM 1978, BYERS 1996, AMMER a CAPP 1999).

Za další důležitý parametr zpěvu jedince je často považována velikost repertoáru. Obvykle se v rámci druhu jednotlivci liší počtem typů zpěvů či slabik, jež používají (SEARCY 1992, SEARCY a NOWICKY 2008). A právě velikost repertoáru může hrát velkou roli v teritoriální obraně (KREBS a kol. 1978, podle CATCHPOLE a SLATER 2008, NOWICKI a kol. 1998) i samičí volbě partnera (např. BUCHANAN a CATCHPOLE 1997,

REID a kol. 2004). Podle např. CATCHPOLA (1987) jsou propracované repertoáry „akustickým ekvivalentem pavího ocasu,“ které se vyvinuly jako reakce na samičí preferenci a konkurenční tlak rivalů. Naopak BYERS a KROODSMA (2009) nenašli jednoznačný důkaz pro podporu této hypotézy a navrhuji, že velikost repertoáru se vyvíjela spíše jako vedlejší produkt optimalizace počtu zpěvů u jednotlivých druhů podle informací, které posluchačům poskytují. Tzn., některé druhy používají zpěvy několika typů složené z různých struktur a na základě jejich množství se určuje kvalita jednotlivců (velké repertoáry; např. SEARCY a YASUKAWA 1990, BUCHANAN a CATCHPOLE 1997, REID a kol. 2004), naopak druhy s malým počtem strukturních prvků ve zpěvech si vyvinuly jinou strategii pro posuzování rozdílů mezi jednotlivými samci, liší se v časových a frekvenčních parametrech konkrétních složek zpěvu (malé repertoáry), které činí zpěv variabilnější (např. LEITAO a kol. 2004, BRUNNER a PASINELLI 2010, GRUBER a NAGLE 2010).

Práci, zabývající se funkcí velikosti repertoárů, je mnoho (např. BYERS 1995, REID a kol. 2005, BALSBY a HANSEN 2010) a jejich řešerše by sama o sobě vydala na celou bakalářskou práci, proto je ve své práci zcela pomímám. Mým cílem je sjednotit dosavadní poznatky o funkcích určitých typů zpěvu či jeho charakteristických struktur, u nichž je známo v jakém kontextu je dané druhy používají.

2. MEZIPOHLAVNÍ INTERAKCE

2.1. Lákání samic

Již DARWIN (1871, podle CATCHPOLE a SLATER 2008) přisuzoval evoluci ptačího zpěvu pohlavnímu výběru v důsledku selekčního tlaku ze strany samic - samičí volby. Ve své době však ještě neměl žádné přímé důkazy podporující tvrzení, že zpěv ovlivňuje samičí volbu partnera a následně i reprodukční úspěch (SEARCY a ANDERSSON 1986). V současnosti existuje dostatek důkazů podporujících tvrzení, že zpěv samců skutečně slouží k lákání budoucích partnerek. Samice si volí partnera podle jeho pěveckých dovedností, jež mohou naznačovat, jaké výhody z hlediska reprodukce a rodičovské péče jim spárování s konkrétním samcem přinese (např. BENSCH a HASSELQUIST 1992). SEARCY a YASUKAWA (1996) rozdělují výhody na dvě kategorie – přímé a nepřímé. Ty přímé ovlivňují vlastní fitness samice. Pokud si vybere silného samce, má zaručeno, že jí pomůže

krmit mladé a/nebo zajistí velké teritorium s dostatkem potravních zdrojů. Naopak nepřímé výhody (genetické) zdatných samců se odrazí až na mláďatech, která získají “dobré geny“ od otce a díky nim budou životaschopnější či odolnější vůči chorobám (např. AMMER a CAPP 1999, HUNTSMAN a RITCHISON 2002).

Jako jeden z mnoha příkladů podporující tvrzení, že zpěv slouží k lákání samic, zmiňuji experiment, kdy byli samci díky odstranění malé části nervu inervujícího syrinx zbaveni schopnosti zpívat. Takto postižení jedinci obvykle nebyli schopni získat partnerku, a pokud ji již před zákrokem měli, přišli o ni (PEEK 1972). CATCHPOLE (1973) zas zjistil, že samci rákosníků proužkovaných (*Acrocephalus schoenobaenus*) zpívali jen do doby, než našli partnerku a potom utichli. Pokud během hnízdicí sezóny některý jedinec o partnerku přišel, začal opět produkovat zpěvy, které používal před spárováním. Oproti tomu příbuzní rákosníci obecní (*Acrocephalus scirpaceus*), podobně jako většina jiných druhů, pokračují po spárování s produkcí zpěvu stejně jako před spárováním se silnými vrcholy za úsvitu a menšími vrcholy za soumraku. Je možné, že tak samci lákají jinou samici k získání mimopárové kopulace, stimulují ovulační cyklus samic, zastrašují predátory, koordinují krmení mláďat atd. (CATCHPOLE a SLATER 2008). Přesvědčivé přímé důkazy, že samice na samčí zpěv reagují, přinesly až různé playbackové, laboratorní a terénní pokusy (MARLER a SLABBEKOORN 2004). Jako příklad uvádím experimenty, ve kterých byly použity boxy se „zpívajícími“ atrapami samců a bez atrap. Naprostá většina samic se zajímala o boxy s atrapami. Tato preference navíc poukazuje, že zpěv je pouze jedním z kritérií. Pro samičí výběr je stejně důležitý i vizuální kontakt se samcem (ERICKSSON a WALLIN 1986, JOHNSON a SEARCY 1996, MOUNTJOY a LEMON 1991).

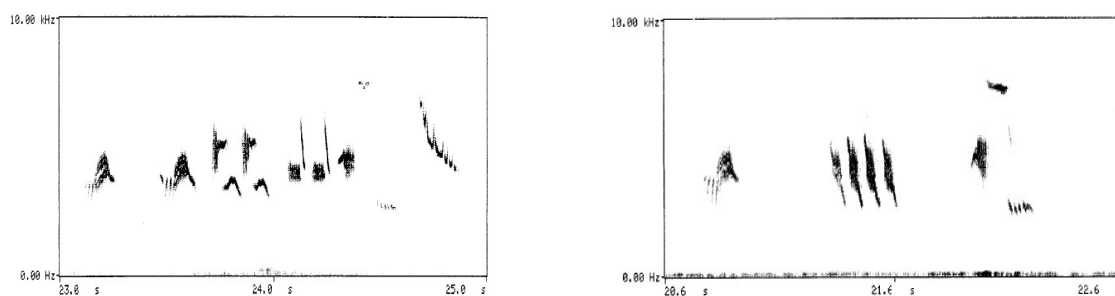
Je zcela zjevné, že zpěv pěvců hraje roli při lákání samic. Proto samci maximalizují produkci zpěvu v tomto kontextu v období před spárováním (např. HUNTSMAN a RITCHISON 2002). Ovšem druh od druhu se liší v různých parametrech zpěvu (délka, strukturní složení, intenzita, atd.), sloužících samicím jako kritéria při výběru partnera. Proto můžeme zpěvy určené potenciálním partnerkám rozlišit na několik typů.

2.1.1. Zpěvy delší a variabilní

Pro samice mnoha druhů je při výběru partnera rozhodujícím faktorem délka, složitost a variabilita zpěvu. Pomocí složitých zpěvů samci zřejmě inzerují svou kvalitu, a čím delší a variabilnější zpěvy přednesou, tím jsou pro samice atraktivnější (např. GROSCHUPF 1985, CATCHPOLE a LEISLER 1996, GENTNER a HULSE 2000).

Takto používá zpěvy určené samicím např. rákosník velký (*Acrocephalus arundinaceus*; CATCHPOLE 1983), který obohacuje základní strukturu krátkých zpěvů určených konkurujícím samcům o širokou škálu intenzivních a hlasitých elementů. GIL a kol. (2007) se také domnívají, že samci budníčka většího (*Phylloscopus trochilus*) si pomocí delších zpěvů snáze udrží partnerku po celé období rozmnožování. Podobně delší a složitější zpěvy používá k získání partnerky i strnad rákosní (*Emberiza schoeniclus*, **obr. 2**; NEMETH 1996), rákosník ostrčicový (*Acrocephalus paludicola*; CATCHPOLE a LEISLER 1996), budníček temný (*Phylloscopus fuscatus*; FORSTMEIER a BALSBY 2002), salašník modrý (*Sialia sialis*; HUNTSMAN a RITCHISON 2002) nebo špaček obecný (*Sturnus vulgaris*; GENTNER a HULSE 2000).

Právě u špačka bylo potvrzeno, že složité a dlouhé zpěvy mohou nést pro samice důležité informace. U tohoto druhu totiž navíc délka variabilních zpěvů pozitivně koreluje s imunokompetencí, tedy schopností imunitního systému organismu reagovat na cizorodé látky, což samozřejmě může zvyšovat kvalitu samce (DUFFY a BALL 2002).



Obrázek 2 – srovnání dvou typů zpěvu strnada rákosního používaného před spárováním – variabilní (vlevo) a po spárování – stereotypní (vpravo), převzato z NEMETH (1996).

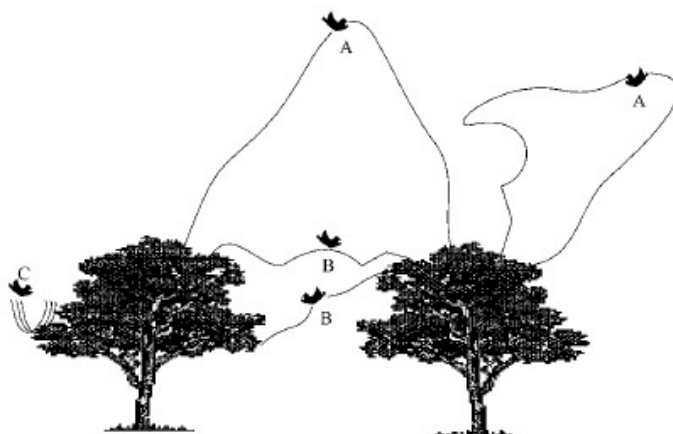
2.1.2. Zpěvy v letu

Zpěvy v letu obvykle zahrnují charakteristické vokalizace a chování, které jsou pravděpodobně energeticky nákladné (MØLLER 1991a, PEREYRA a MORTON 2010). Jejich produkci lze proto hodnotit jako pravdivý signál samčí kvality (MATHER a ROBERTSON 1992).

MATHER a ROBERTSON (1992) testovali tuto hypotézu na samcích vlhovce kanadského (*Dolichonyx oryzivorus*). Některým jedincům přistříhli křídla a jiné ponechali beze změny. Samci s normálními křídly, zpívali delší variabilní zpěvy v letu (u tohoto druhu nazývané alfa zpěvy). Takoví samci byli v lepší kondici a získali i více samic než jedinci, kteří byli handicapovaní. Podobný experiment u skřivana polního (*Alauda arvensis*) provedl

MØLLER (1991a). Je zřejmé, že proporční poměry křídel rozhodují o délce zpěvů v letu a doba trvání zpěvů může korelovat s celkovou kondicí samce a jeho schopností bránit teritorium, hledat potravu, pečovat o mláďata atd. (MATHER a ROBERTSON 1992).

Variabilní zpěvy v letu používají například pěnice hnědokřídle (*Sylvia communis*), kde byla rovněž doložena vysoká četnost tohoto typu zpěvu u nespárovaných samců. Navíc byl v průběhu námluv pozorován i tzv. „diving song“, kdy samci prudce naletují směrem k samici a produkují při tom relativně tichý variabilní zpěv, obsahující speciální vysokofrekvenční element (**obr. 3**). Tyto zpěvy jsou hůře slyšitelné a těžko lokalizovatelné a jsou tedy zjevně určeny pouze pro přímou komunikaci se samicemi (BALSBY 2000, BALSBY a DABELSTEEN 2003). HALUPKA a BOROWIEC (2005) také na základě korelační analýzy prokázali zjevné výhody pro samice vybírající si samce podle četnosti propracovaných zpěvů. Zjistili, že jedinci, kteří intenzivně produkovali propracované zpěvy v letu, potřebovali podstatně méně času na přilákání samic a posléze investovali do rodičovské péče více než jiní, méně zdatní jedinci.



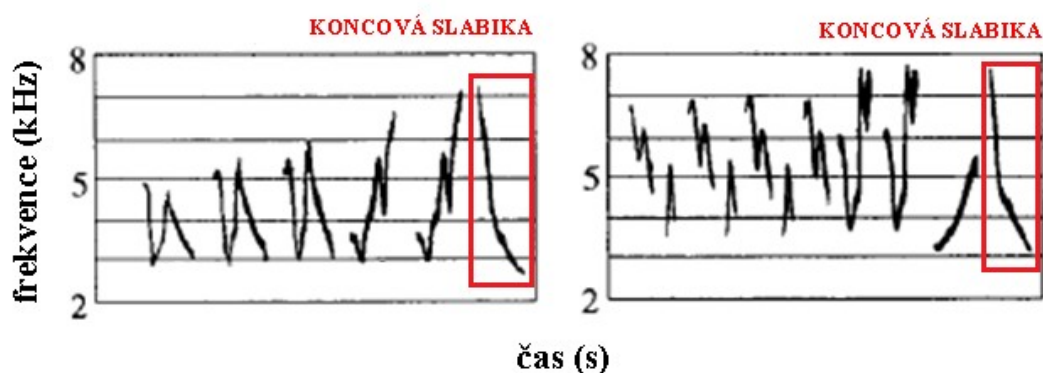
Obrázek 3 – ukázka trajektorie samce pěnice hnědokřídle při produkci zpěvu v letu (A a B) a při „diving songu” (C), převzato z HALUPKA a BOROWIEC (2005).

2.1.3. Zpěvy kratší a stereotypní

Z předchozího textu vyplývá, že samice řady druhů upřednostňují u samců dlouhé a rozmanité zpěvy, nicméně toto tvrzení neplatí obecně. Druhy, které mají jeden typ zpěvu, si vyvinuly jinou strategii pro získání partnerky. Dokáží různě měnit produkci jejich zpěvů v závislosti na denní době a různých typech interakcí změnou kvantitativních (časových a/nebo frekvenčních) parametrů (např. LIU 2001, LEITAO a kol. 2004, BECKETT a RITCHISON 2010).

Například papežík indigový (*Passerina cyanea*) používá k lákání samic zpěvy relativně jednoduché, ale jsou produkovány ve vyšší četnosti, tedy více zpěvů za jednotku času a mohou signalizovat neagresivní záměry (tzv. uklidňující zpěvy) samců potenciálním partnerkám (STAICER 1996, BECKETT a RITCHISON 2010).

Zajímavý je pak zpěv u čeledi lesňáčkovitých (*Parulidae*) používaný u nespárovaných jedinců během interakcí se samicemi (MACNALLY a LEMON 1985, STAICER 1989, WEARY a kol. 1994, BYERS 1996, BEEBEE 2002). Jeho struktura je také poměrně stereotypní, omezená na několik typů opakujících se slabik a končí slabikou výrazně se odlišující od počáteční fráze. V rámci populace je pevně ustanoveno několik typů těchto zpěvů, které jsou unikátní. Koncová slabika je však pro všechny společná (**obr. 4**; BYERS 1995). BYERS (1995) zároveň navrhuje, že takové zpěvy umožní samicím snadnější srovnání kvalitativních rozdílů mezi samci nebo mohou sloužit ke komunikaci se samicemi na dlouhou vzdálenost, kdy se signál příliš nedegraduje.



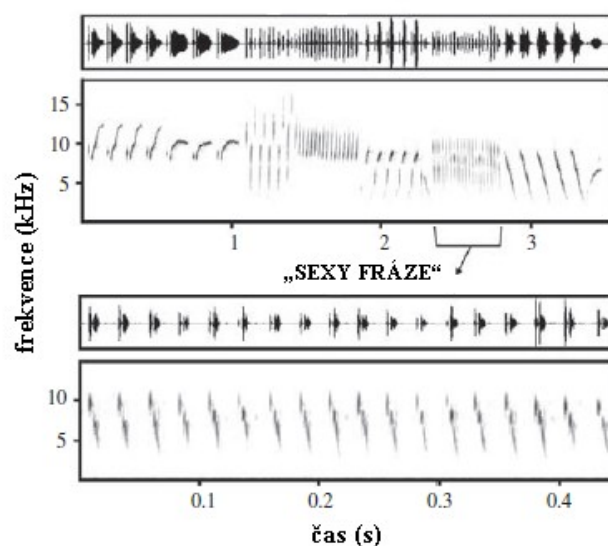
Obrázek 4 – příklady dvou stereotypních typů zpěvu čeledi lesňáčkovitých, převzato z BYERS (1995), upraveno.

2.1.4. Struktury zpěvu

Již mnoho prací popisuje silné preference samic pro zpěvy obsahující struktury, jež jsou pro produkci zpěvu energeticky náročné, tudíž snadno odhalí samčí kvalitu (např. REHSTEINER a kol. 1998, BALLENTINE a kol. 2004, GRUBER a NAGLE 2010).

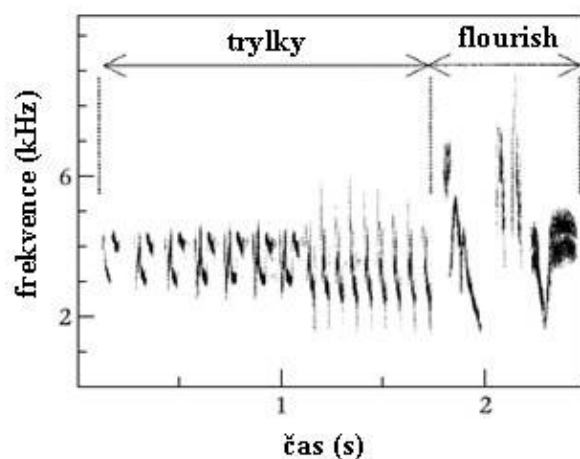
Nejčastěji uváděným příkladem produkčně nákladných struktur jsou tzv. „sexy slabiky“ (**obr. 5**) kanárů divokých (*Serinus canaria*; např. MARLER a SLABBEKOORN 2004, PASTEAU a kol. 2009). Jedná se o speciální fráze složené z dvou-elementových slabik s rychlou frekvenční modulací (náhlé poklesy frekvence) a vysokou četností opakování, kdy slabiky oddělují jen velmi krátké mezery (VALLET a kol. 1998). Samice obecně tyto fráze

preferují, i když je předtím nikdy neslyšely (VALLET a KREUTZER 1995, DRAGANOIU a kol. 2002). Navíc tyto slabiky jsou produkovány v trylku, vyžadují velmi přesnou koordinaci vokálního ústrojí, jež je energeticky náročná a mohou být tak upřímným ukazatelem samčí kvality (SUTHERS a GOLLER 1997). Současně se samci musí vyrovnat s jistým fyziologickými omezeními při produkci: čím vyšší je četnost trylků, tím užší je jejich frekvenční rozsah (PODOS 1997). PASTEAU a kol. (2009) ještě zjistili, že preference samic pro trylkové fráze navíc pozitivně koreluje s vyšší hlasitostí. Zdá se tedy, že ti nejlepší samci by měli produkovat „sexy slabiky“ o maximální četnosti, frekvenčním rozsahu a hlasitosti. A právě takoví samci jsou samicemi nejvíce žádaní. Obdobně posuzují samce podle trylků ve zpěvech i samice strnadů mokřadních (*Melospiza georgiana*; BALLENTINE a kol. 2004).



Obrázek 5 – sonogram zpěvu kanára divokého se zvýrazněnými trylkami, převzato z MARLER a SLABBEKOORN (2004), upraveno.

U druhů s malými repertoáry zpěvu, např. u pěnkavy obecné (*Fringilla coelebs*), je produkce energeticky náročných struktur zásadní při posuzování samčí fyzické zdatnosti. Právě pěnkava používá odlišné strukturní části zpěvu stejného typu zaměnitelně v obou funkčních souvislostech. Samci produkují zpěv složený ze dvou částí – trylků (dvě až pět frází opakujících se slabik) a terminální části tzv. „kudrlinky“ („flourish“; krátká sekvence se složitějšími a většinou neopakujícími se elementy - **obr. 6**; LEITAO a kol. 2004). Samice nejvíce upřednostňovaly samce, jež používali ve zpěvech co nejdelší koncovou „kudrlinku“ (RIEBEL a SLATER 1998). Je zřejmé, že tato struktura nese pro samice důležité informace o kvalitách samce.



Obrázek 6 – sonogram zpěvu pěnkavy obecné, převzato z LEITAO a RIEBEL (2003).

2.2. Udržení paternity a mimopárové kopulace

Mnoho samců často udržuje intenzitu zpěvu určeného samicím i po spárování (CATCHPOLE a SLATER 2008). MØLLER (1991b) navrhuje, že samci takto mohou inzerovat své kvality jak vlastním tak i cizím samicím. Samcům přináší toto chování dvojí výhodu, jednak si intenzivním zpěvem zajišťují paternitu, protože samice preferují intenzivně zpívající samce a jednak mohou také získat jinou samici k mimopárové kopulaci a zvýšit si tak reprodukční úspěch (např. TEMRIN 1986, MØLLER 1988, FORSTMEIER a BALSBY 2002, HAMAO 2008).

Například GIL a kol. (2007) zjistil, že samice budníčka většího (*P. trochilus*) spárované se samci s dlouhými zpěvy se uchylují k mimopárové kopulaci méně často, než samice spárované se samci s krátkými zpěvy. U budníčka temného (*P. fuscatus*) se zjistilo, že samice si vybírají partnery ne podle množství zpěvů, ale podle rozdílů v hlasitosti variabilních typů zpěvu, které odhalí fyziologické nedostatky jednotlivců. Vyšší hlasitost pak koreluje s věkem a mírou mimopárových kopulací. Atraktivní samci si pak mohou dovolit méně bránit své území a svou partnerku a raději se reprodukovat přes mimopárovou kopulaci. Samci také v rámci lokality sdílí velký počet slabik a samice mají možnost porovnat jejich pěvecké výkony (FORSTMEIER a BALSBY 2002, FORSTMEIER a kol. 2002). Také u lesňáčka žlutotemenného (*Dendroica pensylvanica*) se měří míra úspěšnosti při mimopárových kopulacích podle určitého způsobu produkce zpěvu. Ti nejlepší samci používali pevně ustálený, málo variabilní a opakující se zpěv složený z vysokofrekvenčních struktur. Navíc dokázali udržovat vysokou pronikavost zpěvu po celý den. Taková produkce je značně

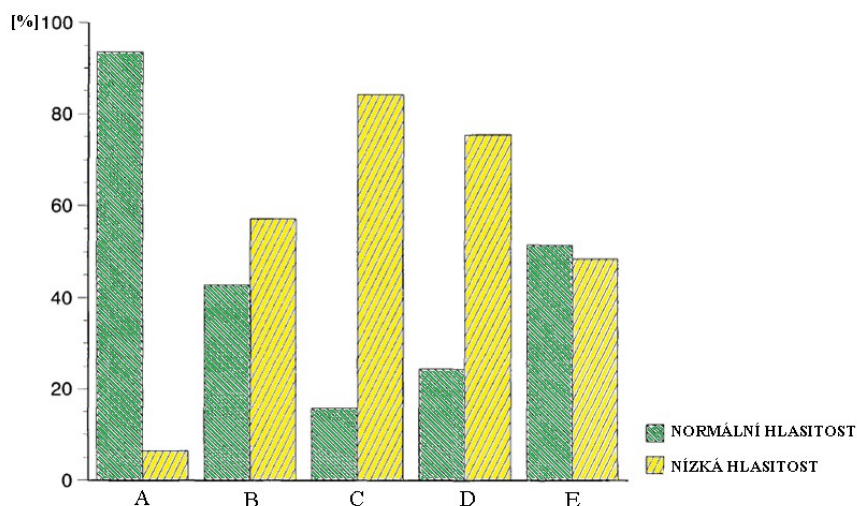
energeticky náročná, tudíž vypovídá o kvalitě samce (BYERS 2007). Některé druhy často používají v době plodnosti partnerky zpěvy stejného typu jako při lákání samic, ale o výrazně nižší hlasitosti. Takové zpěvy při produkci vyžadují neustálou přítomnost samce v blízkosti partnerky a mohou tak být i součástí strategie „mate guarding“ (hlídání partnerky). Zároveň znemožňují rivalským samcům pár lokalizovat podle zpěvu a tím dále omezují možnost mimopárové kopulace. Tiché zpěvy se tak zdají být výhodnou strategií pro udržení paternity (např. HOFSLUND 1959, podle RITCHISONA 1991, JOHNSON a KERMOTT 1991, HUNTSMAN a RITCHISON 2002).

Mimopárové kopulace se vyskytují u 86 % druhů pěvců (GRIFFITH a kol. 2002). Proč samice využívají možnost páření s více samci, může mít mnoho důvodů. Např. se tak samice snaží předejít možnosti neplodnosti svých partnerů či usilují o maximální genetickou rozmanitost svých potomků atd. (GRIFFITHA a kol. 2002, AKCEY a ROUGHGARDEN 2007).

2.3. Stimulace reprodukčního cyklu

Řada prací také prokázala souvislost mezi proměnlivou aktivitou produkce zpěvu na základě fáze hnízdního cyklu samic. LOGAN (1983) to potvrdil u samců drozdce mnohohlasého (*Mimus polyglottos*). Zjistil, že aktivita zpěvu vrcholí v době stavění hnízda a snižuje se v období inkubace a narození mláďat. To naznačuje, že zpěvem samci stimulují reprodukční cyklus samice (LOGAN a kol. 1990).

Například samice kanárů divokých (*S. canaria*) začaly stavět dříve hnízda a nakladly více vajíček, pokud jim byly přehrány nahrávky zpěvu samců, které byly více strukturně propracované oproti jiným nahrávkám (KROODSMA 1976). JOHNSON a KERMOTT (1991) zjistili, že samci střízlíka zahradního produkují zpěvy nižší hlasitosti v době těsně před naklazením vajec. Stejně tak mohou „tiché zpěvy“ z posedu sloužit i ke stimulaci ovulačního cyklu u salašníka modrého (*S. sialis*; HUNTSMAN a RITCHISON 2002) a lesňáčka žlutohrdlého (*Geothlypis trichas*; RITCHISON 1995, **obr. 7**)



Obrázek 7 – procentuelní vyjádření použití tichých zpěvů během hnízdni fáze lesňáčků žlutohrdlých; A - před spárováním, B - před hnízděním, C - stavění hnízda/kladení vajec, D - inkubace/hnízdění, E - po hnízdění; převzato z RITCHISON (1995), upraveno.

3. VNITROPOHLAVNÍ INTERAKCE

3.1. Teritoriální obrana

Je známo, že samci mnoha druhů temperátní zóny obsazují a brání teritoria v době hnízdni sezóny. Teritorium je totiž nezbytným předpokladem pro přilákání samice a zajištění reprodukčního úspěchu. K efektivní obraně území slouží zpěv, proto je teritoriální obrana další důležitou funkcí ptačího zpěvu (CATCHPOLE A SLATER 2008). Pro samce je důležité předejít přímým fyzickým střetům, v nichž mohou být zraněni. Proto jim při obhajobě teritoria obvykle předchází tzv. „zpěvné souboje“. Stejně jako samice, jsou i samci na základě zpěvu schopni poznat kvalitu soupeře a odhadnout jeho motivaci k agresivnímu útoku a rozhodnout se, zda je pro ně výhodné se s rivalským samcem přímo utkat (MARLER a SLABBEKOORN 2004).

Skutečnost, že samci mohou svým zpěvem soupeře zastrašit a odpudit od teritoria, prokázalo několik různých experimentů. Jeden z nich jsem již uvedla v kapitole o lákání samic. Jedná se o techniku, při které se znemožní samcům zpívat. SMITH (1979) se tímto pokusem inspiroval, ale trochu ho pozměnil. Propíchl samcům interklavikulární vzdušný vak a tak dosáhl stejného efektu jako předešlá technika, ale po zahojení byli samci opět schopni zpěvu. Potvrdil, že utlumení samci byli více náchylní k útokům rivalů a byli přinuceni

nahradiť vokálnu signalizáciu za vizuálnu. Poté, čo mohli opäť zpívať, získali ztratené teritórium rýchle späť. Že zpěv je dostatečne odstrašujúcim signálom i sám o sobe, dokázal napr. i KREBS (1977, podľa CATCHPOLE a SLATER 2008) pomocou iného experimentu. Nahradil živé samce v teritóriách reproduktory s nahrávkami zpěvu. Po pár hodinách bola obsadená všetka kontrolná teritória, kde bol z reproduktorů poušćen neutrálny zvuk, zatýmco teritória se zpěvom z reproduktoru nikoli. Podobné experimenty provedli i MCDONALD (1989) a NOWICKI a kol. (1998).

Většinou platí, že teritoriální zpěvy samci používají zejména za úsvitu a za soumraku a hlavně v době po párování, kdy míra pěvecké aktivity za účelem získání partnerky klesá (napr. HIGHSMITH 1989, MORSE 1989, ALBRECHT a ORING 1995, RITCHISON 1995, BALSBY 2000, BECKETT a RITCHISON 2010). I zde rozlišujeme u různých druhů pěvců několik typů zpěvu podle jeho parametrů.

3.1.1. Zpěvy kratší a stereotypní

Pro většinu druhů pěvců je typické, že agresivní chování vůči rivalským samcům projevují v produkci kratších, méně variabilních a často opakujících se zpěvů, než tomu tak bylo v kontextu lákání samic (napr. CATCHPOLE 1983, GROSCHUPF 1985).

Zpěvy rychlejšího tempa a/nebo kratší délky produkuje strnádka vrabcovitá (*Spizella passerina*; LIU 2001). Ukázalo se, že tyto zpěvy produkovali samci hlavně za úsvitu. Obecně jsou právě ranní zpěvy spojovány s interakcemi mezi samci a u strnádky mohou signalizovat i dominantní vztahy mezi sousedy. Dominantní samec zřejmě dokáže zamezit produkci zpěvu podřízeného samce (LIU 2004). Budníček temný (*P. fuscatus*; FORSTMEIER a BALSBY 2002) používal stereotypní zpěvy nejvíce v době fertility své partnerky, kdy je toto období nejkritičtější z hlediska udržení rivalů z dosahu teritória. Podobně i rákosník ostřicový (*A. paludicola*; CATCHPOLE a LEISLER 1996) a rákosník velký (*A. arundinaceus*; CATCHPOLE 1983) používají krátké zpěvy při interakcích se samci a při ustanovování teritorií.

Zjevně i samci porovnávají své kvality pomocí rozdílů ve způsobu produkce či strukturním složení (MARLER a SLABBEKOORN 2004). Během produkce krátkých zpěvů zřejmě snadněji rozpoznají změnu chování samce, napr. při zvýšení rychlosti zpěvu. Takové změny mohou signalizovat kvalitu samce a jeho schopnost bránit teritórium (napr. LIU 2001). Z vlastního pozorování reakcí lindušky lesní (*A. trivialis*) na playbackové experimenty také

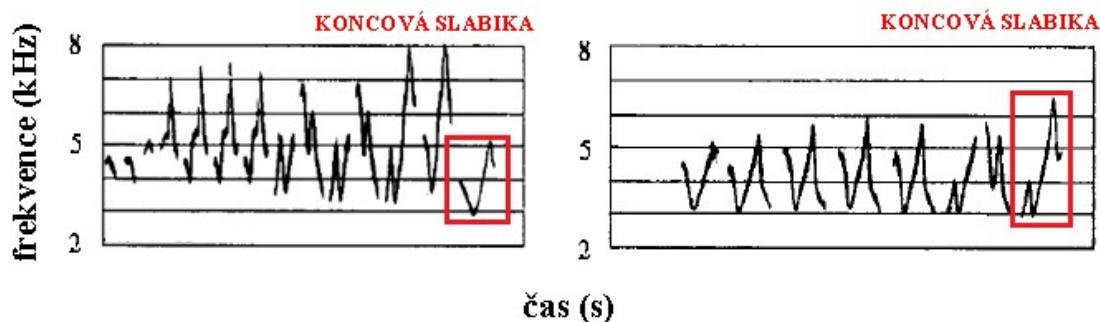
mohu potvrdit, že čím je samec více vyprovokován a nabuzen k útoku, stupňuje agresivitu kratšími a výraznějšími zpěvy.

3.1.2. Zpěvy delší a variabilní

Zpěv určený rivalům může být na druhou stranu také dlouhého typu a strukturně složitý. Samci totiž mohou podle složitosti zpěvu posuzovat kvalitu samce stejně jako samice při výběru partnera (např. MOUNTJOY a LEMON 1991).

Například samci papežika indigového (*P. cyanea*) vyjadřují agresi během interakcí se samci pomocí delších zpěvů. Přidávají si další fráze do svých zpěvů a zvyšují hlasitost během setkání s jinými samci (BECKETT a RITCHISON 2010). Stejně tak i dlaskovec modrý (*Passerina caerulea*; LATTIN a RITCHISON 2009) vyjadřuje zvýšenou agresi během setkání s rivaly použitím delších zpěvů s více typy elementů. Variabilní zpěvy samců u čeledi lesňáčkovitých (*Parulidae*; MACNALLY a LEMON 1985, BYERS 1996, STAICER 1996), také slouží k teritoriální obraně. Jejich forma je neomezená a volně se může měnit. Skládají se z velké skupiny elementů, které jsou volně kombinovány a často obohacovány o nové typy. Z toho vyplývá vysoká míra individuality u těchto zpěvů. Koncové fráze se v tomto případě také často liší (**obr. 8**; BYERS 1995). Další případy použití delších či variabilních zpěvů k interakcím se samci byly pozorovány i například u sýkory koňadry (*Parus major*; MCGREGOR a HRON 1992), pěnice hnědokřídle (*S. communis*; BALSBY a DABELSTEEN 2001), strnádky růžovozobé (*Spizella pusilla*; NELSON a CRONER 1991) atd.

Strukturně propracované zpěvy jsou podle BYERSE (1995) vhodné pro komunikaci na kratší vzdálenost nebo při interakcích, kdy dochází k častým změnám motivace na základě změn v pěveckém chování samců. BECKETT a RITCHISON (2010) se domnívají, že délka zpěvu informuje o stupni nabuzení zpěváka a v krátkodobé interakci může odrážet schopnost a/nebo ochotu samce agresivně reagovat na vetřelce v teritoriu. To by mohlo vysvětlovat silnější reakce některých druhů pěvců na relativně delší zpěvy (předpoklad funkce spíše při lákání samic) než na krátké zpěvy.

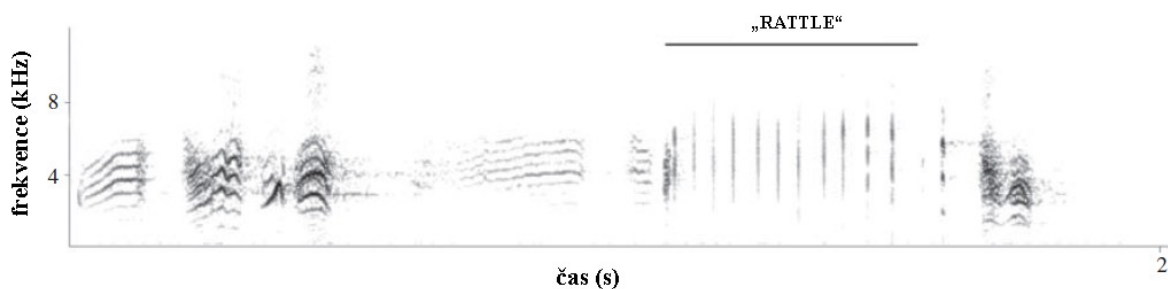


Obrázek 8 – příklad dvou variabilních typů zpěvu čeledi lesňáčkovitých, převzato z BYERS (1995), upraveno.

3.1.3. Struktury zpěvu

Samci pěvců nejlépe posuzují kvalitu svých rivalů na základě rozdílů v kvantitativních parametrech určitých struktur zpěvu, jako je změna frekvence, míra produkce, hlasitost a další (MARLER a SLABBEKOORN 2004).

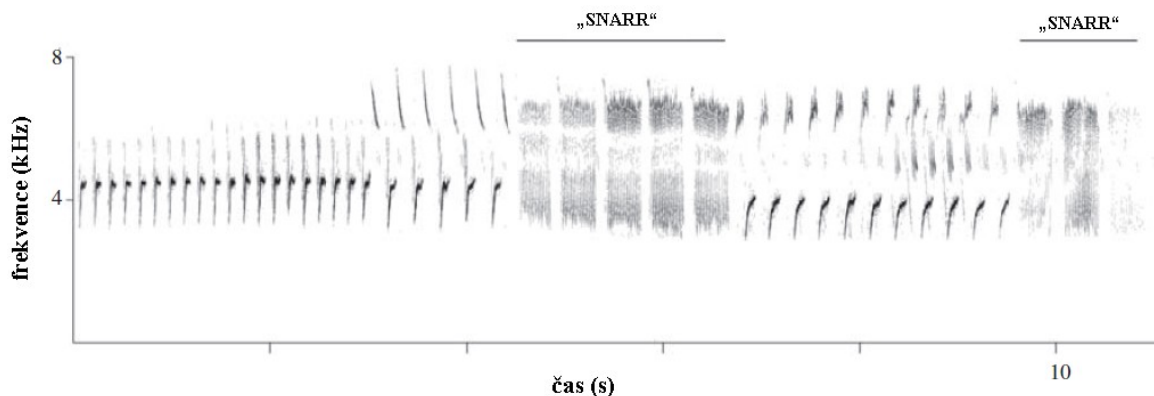
Například vlaštovka obecná (*Hirundo rustica*) používá ve zpěvech, jako indikátor zvýšené agresivity, element zvaný „rattle“ (**obr. 9**). U samců dobré fyzické kondice byl produkován s nižší frekvencí, a čím delší byla jeho produkce, tím se agrese stupňovala. To naznačuje, že samci s dlouhými a nízkofrekvenčními „rattle“ jsou více konkurenceschopní a zároveň si tak mohou zlepšit reprodukční úspěch (GALEOTTI a kol. 1997).



Obrázek 9 – sonogram zpěvu vlaštovky obecné včetně elementu „rattle“, převzato z MARLER a SLABBEKOORN (2004), upraveno.

Podobně specifický prvek je důležitý v teritoriální obraně i pro lindušku horskou (*Anthus spinoletta*). Začleňuje do zpěvu tzv. skřípavý element „snarr“ (**obr. 10**) s širokým frekvenčním rozsahem (REHSTEINER a kol. 1998). Samci používající více „snarr“ měli větší hmotnost, jejich teritoria se méně překrývala se sousedními a byli častěji spárování. Nicméně se neprokázalo, že by vyšší podíl „snarr“ přímo souvisel se samičí volbou partnera. Element „snarr“ je snadno lokalizovatelný, tudíž si samci mohou vymezit jasné hranice svých

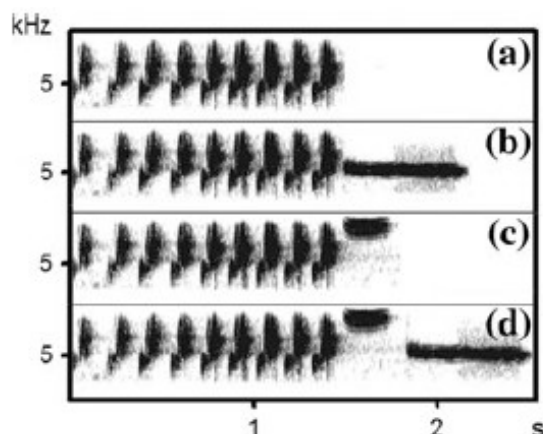
teritorií a možná má i odpuzovací efekt vůči potencionálním vetřelcům. Těžší samci s více „snarr“ navíc jsou pravděpodobně dominantní a lepší obránci, což může značit, stejně jako v předchozím případě, vyšší konkurenční schopnost samců (MARLER a SLABBEKOORN 2004).



Obrázek 10 - sonogram zpěvu lindušky horské včetně elementu „snarr“, převzato z MARLER a SLABBEKOORN (2004), upraveno.

Struktura obou výše uvedených elementů (obrázky 9 a 10) rovněž naznačuje, že by mohlo jít o prvky energeticky náročné na produkci a vlastně by mohly být ekvivalentem „sexy slabik“. ILLES a kol. (2006) prokázali, že shodný element, podle něhož si samice vybírají samce, používají pro určení kvality i samci.

Určité specifické části zpěvu zodpovědné za teritoriální reakce byly objeveny i u strnadů obecných (*E. citrinella*), kteří produkují zpěvy s různými strukturami složenými z iniciální fráze stereotypních a opakujících se slabik v trylku a terminální fráze (může být přítomna i nemusí) obsahující nízko- nebo vysokofrekvenční „hvízdání“. Pravděpodobná teritoriální funkce se zjišťovala u čtyř různých struktur. Nejsilnější pozorovaná reakce byla na kompletní zpěv „full song structure (FSS)“, složený z iniciální trylkové fráze následované vysokofrekvenčním elementem a nízkofrekvenčním elementem (**obr. 11d**). Nicméně silnou reakci také vyvolal zpěv „no high frequency element (NHE)“, obsahující trylkovou frázi a nízkofrekvenční element (**obr. 11b**). A právě tento element by mohl hrát důležitou roli v teritoriální obraně umožňující komunikaci na blízkou vzdálenost (GRUBER a NAGLE 2010).



Obrázek 11 – sonogram zpěvu strnada obecného, převzato z GRUBER a NAGLE (2010).

Dále papežík indigový (*P. cyanea*) zařazoval do zpěvů během interakce se samci vysokofrekvenční prvky vyšší hlasitosti „squeaky notes“ (BECKETT a RITCHISON 2010).

Jako poslední uvádím příklad druhu, jež používá odlišné strukturní části zpěvu stejného typu zaměnitelně v obou funkčních souvislostech. Pěnkava obecná (*F. coelebs*) používá při vnitropohlavní interakci zpěvy obsahující jak část „flourish“ (element sloužící k lákání samic), tak i trylkovou část, která je tvořena sérií dvou až pěti frází rychle se opakujících slabik (LEITAO a kol. 2004). Práce LEITAO a RIEBEL (2003) popisuje odlišné reakce samců na zpěvy obsahující buď obě části nebo jen trylkovou část. Silnější agresivní reakce samci projevili ve prospěch zpěvů složených z obou částí, než na ty pouze trylkové. Na druhou stranu, reakce se změnila, pokud byly trylky dlouhé. To znamená, že nejde jen o to, aby byla struktura ve zpěvu přítomná, ale také jaká je její kvalita, v tomto případě z hlediska doby trvání.

4. DALŠÍ INTERAKCE

4.1. Individuální rozpoznávání

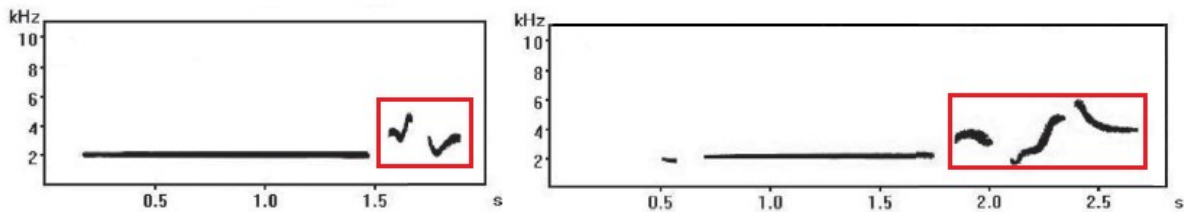
Pěvci v rámci populace neustále mezi sebou komunikují. Proto je pro ně výhodné odposlouchávat zpěv a zjišťovat tak informace, díky kterým jsou schopni rozpoznat druh, pohlaví, příbuzné a jiné jedince. Rozpoznávání jedinců se uplatní zejména mezi samci při ustanovování teritorií, ale i partnerů a rodičů s mláďaty (CATCHPOLE a SLATER 2008).

Dále se budu zabývat hlavně rozpoznáváním sousedních a rivalských samců, protože samice a mláďata obvykle používají při rozpoznávání pouze různé typy volání nikoli zpěv.

Umění rozlišovat jednotlivé samce ve svém okolí podle vokální komunikace hraje velkou roli hlavně u jedinců žijících v husté vegetaci, kde není možný vizuální kontakt (např. XIA a kol. 2010). Druhy s drobnými individuálními rozdíly ve zpěvech pravděpodobně obtížněji tyto odlišnosti rozpoznávají zejména na dlouhé vzdálenosti a navíc s nižší populační hustotou se také rozlišovací schopnost snižuje (např. WILEY 2005). Samci se seznamují se zpěvem bezprostředních sousedů a dokáží ho rozlišit od zpěvu cizího samce (např. BROOKS a FALLS 1975a, KREBS 1976, CATCHPOLE a SLATER 2008). Časem si navyknou na neustálé opakování určitého typu zpěvu, jež konkrétní jedinec používá a přestanou na něj reagovat. Tak sníží počet zbytečných konfliktů a ušetří energii (např. WEEDEN a FALLS 1959).

Důležitou roli hraje také pozice zpěváka vzhledem k teritoriu (např. BROOKS a FALLS 1975b). Pokud přehráváme samci zpěv na okraji území, pak na nahrávky cizince reaguje podstatně silněji než na souseda. V případě, kdy je zpěv přehráván z centra teritoria, reaguje samec agresivně na oba typy nahrávek (např. WUNDERLE 1978). FORSTMEIER (2002) prokázal silnější reakce samců budníčka temného (*P. fuscatus*) ke zpěvu sousedů z předešlé sezóny. Důvodem může být předpoklad, že tito samci budou mít silné úmysly usadit se opět ve stejné oblasti jako loňský rok a tudíž si mohou více konkurovat při ustanovování teritorií.

Jak je patrné, pěvci zřejmě individuálně rozpoznávají dobře, ale jen u několika druhů se ví, podle čeho konkrétně rozlišují. Pro určení rozdílů ve zpěvech mezi jednotlivci se měří zejména časové a frekvenční parametry typů zpěvu nebo jen některých struktur (např. FALLS a BROOKS 1975, LEIN 2008). Například u cétie hnědoboké (*Cettia fortipes*) byly objeveny odlišnosti ve dvou typech zpěvu (alfa a beta; **obr. 12**), které obsahují buď dvě, nebo tři unikátní slabiky, jsou stabilní v čase a liší se ve výše uvedených parametrech u každého jednotlivce (XIA a kol. 2010). Zpěv lesňáčka žlutohrdlého (*G. trichas*), jež produkuje z posedu, tvoří pár opakujících se slabik kombinovaných v různých variantách (WUNDERLE 1978). Budníček temný (*P. fuscatus*) zas používá jako individuálně rozpoznatelný podpis k označení území zpěvy stereotypní struktury (FORSTMEIER a BALSBY 2002). Tyranovec zelenavý (*Empidonax virescens*) naopak produkuje zpěvy složité s nepatrnými individuálními rozdíly, které je obtížné rozeznat. Ukázalo se, že souseda od cizince samci rozlišují pouze minimálně, a to až po delší době přehrávání zpěvů (WILEY 2005).



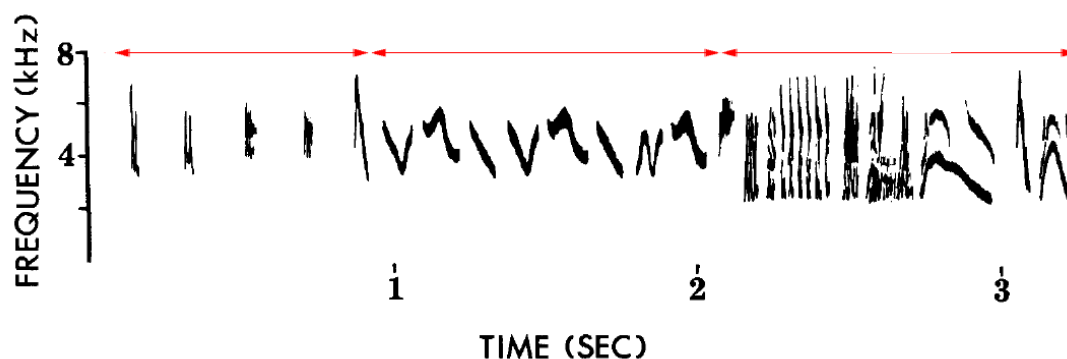
Obrázek 12 – sonogram dvou typů zpěvu cétie hnědoboké; alfa – dvě slabiky a beta – tři slabiky, převzato z XIA a kol. (2010).

4.2. Obrana proti predátorům

K upozornění na nebezpečí většina druhů pěvců, zejména v době hnízdění, používá určitý typ volání („alarm calls“), ovšem u několika druhů je známo, že v přítomnosti predátora vykazují anti-predační chování použitím komplexního zpěvu. K tomuto účelu používají hlavně zpěvy v letu, které svou nápadností mohou přilákat pozornost vzdušných predátorů, působit jako odstrašující signál nebo sloužit k upozornění partnerky a potomků na přítomnost dravce a snížit tak možnost útoku na ně (např. PEREYRA a MORTON 2010).

PEREYRA a MORTON 2010 popisují anti-predační chování samců tyranovce Oberholserova (*Empidonax oberholseri*). Tento druh v přítomnosti predátora začne kombinovat vizuální chování se zpěvem, obsahujícím charakteristickou sekvenci hlasitých a důrazných slabik zjevně inzerujících polohu signalizátora. Jako únikovou strategii požívá zpěvy v letu skřivan polní (*A. arvensis*). Predátoři si vybírali přednostně jedince, kteří nezpívali nebo zpívali špatně. Větší šance na útěk měli tak samci zpívající dostatečně dobře, což by zároveň mohlo inzerovat dravci dobrou fyzickou kondici jedince (CRESSWELL 1994).

U lesňáčka žlutohrdlého (*G. trichas*) bylo zaznamenáno výrazně více zpěvů v letu (**obr. 13**) v reakci na přítomnost predátora, které samec směřoval k ostatním jedincům příslušného druhu, nejspíš zejména partnerkám (RITCHISON 1991). Část zpěvu, která je snadno lokalizovatelná, může rozptýlit pozornost predátora a podle další části zpěvu, jež je pro každého jedince individuální, zas samice vědí, pokud slyší svého partnera, že jim hrozí nebezpečí a musí proto rychle uniknout (HOFSLUND 1959 podle RITCHISONA 1991).



Obrázek 13 – spektrogram zpěvu v letu lesňáčka žlutohrdlého rozděleného na tři části – počáteční a koncová část obsahuje krátké slabiky a fráze širokého frekvenčního rozsahu sloužící ke snadnému zaměření a prostřední část zahrnuje slabiky používané při zpěvu z posedu sloužící k identifikaci jedince, převzato z RITCHISONA (1991).

4.3. Koordinace krmení

V době inkubace a přinášení potravy do hnízda zpívají samci nejméně za celou dobu hnízdění (např. RITCHISON 1995, DUGUAY a RITCHISON 1998, HUNTSMAN a RITCHISON 2002).

Samci salašníků modrých (*S. sialis*) během této doby produkovali složité, tiché zpěvy, což naznačuje, že mohly být směřovány příslušníkům stejného druhu v rámci svého teritoria. Možnou funkcí zpěvu v tomto případě by mohla být snaha o zkoordinování krmení samic a/nebo mláďat. Často několikrát pronesli pár zpěvů, vletěli do hnízda, ale potravu nevydali, pak poodlétli a než konečně potravu vydali, pronesli ještě více zpěvů. Salašníci tak učí mláďata spojovat si zpěv s potravou a pravděpodobně i tak usnadňují předání potravy (HUNTSMAN a RITCHISON 2002). Podobně v blízkosti hnízda zpívají s nižší hlasitostí před a hned po nakrmení mláďat i střízlíci zahradní (*Troglodytes aedon*; JOHNSON a KERMOTT 1991) a sýkora rezavoboká (*Parus bicolor*; DUGUAY a RITCHISON 1998).

Pokud jsou mláďata dobře obeznámena se zpěvem rodičů již od útlého věku, snadněji udržují kontakt s rodiči později při hledání potravy, kdy se obvykle pohybují na velké vzdálenosti (až do 500 m) od hnízda (HUNTSMAN a RITCHISON 2002).

5. ZÁVĚR

Již řadu let je vědcům známo, že zpěv pěvců slouží ke dvěma primárním funkcím, k lákání samic (samičí volba) a obraně teritorií (samčí kompetice). S těmito procesy úzce souvisí vývoj složitosti a produkce zpěvu působením pohlavního výběru z hlediska preference určitých znaků (ANDERSSON 1994). Ovšem daleko méně probádané jsou i další možné funkce zpěvu, např. individuální rozpoznávání, mimopárové kopulace, obrana proti predátorům, stimulace ovulačního cyklu aj. (např. JOHNSON a KERMOTT 1991, FORSTMEIER a BALSBY 2002, HUNTSMAN a RITCHISON 2002, PEREYRA a MORTON 2010).

Různé vlastnosti zpěvu vypovídají o kvalitách samce a na základě individuálních odlišností při produkci posuzují ostatní jedinci konkrétního zpěváka. Např. samice hledají nejlepšího partnera pro získání určité výhody ať už přímé (rodičovská péče, zdroje potravy) nebo nepřímé (dobré geny pro mláďata) (např. SEARCY a YASUKAWA 1996). Samci zas odhadují pravděpodobnost útoku a motivaci soupeře k boji při obhajování teritorií (MARLER a SLABBEKOORN 2004).

Samčí kvalita se posuzuje v závislosti na druhu podle různých strukturních (typy zpěvu, slabiky, elementy) a/nebo kvantitativních (délka, frekvenční rozsah, hlasitost, atd.) parametrů zpěvu. Nicméně nejspolehlivějším ukazatelem kvality zpívajícího samce bývá téměř vždy jeho schopnost produkovat energeticky náročné zpěvy či struktury (OBWERGER a GOLLER 2001, GIL A GAHR 2002, NOWICKI a SEARCY 2004).

U většiny druhů vlastních repertoár složený z několika strukturně odlišných typů zpěvu (např. rákosník velký, budníček temný) preferují samice variabilní (strukturně rozmanitější) typy zpěvu, které se zdají být energeticky náročné, tudíž jsou vhodným ukazatelem samčí kvality. Během interakcí se samci používají zpěvy daleko méně složité a v mnoha případech i kratší. Agresi zdůrazňují modulací časových a frekvenčních parametrů (např. vyšší nebo nižší hlasitost, vyšší četnost a vysoká míra stereotypnosti). Ovšem to neplatí vždy. Např. papežík indigový a někteří lesňáčci variabilními a delšími zpěvy odstrašují rivaly. Samci tak snáze posuzují kvalitu a agresivní chování zpěváka, navíc jsou takové zpěvy vhodnější pro komunikaci na kratší vzdálenosti. Naopak zpěvy směřované budoucím partnerkám jsou relativně jednoduché a stereotypní. Samice tak snadněji posuzují rozdíly mezi jednotlivými samci a zároveň jsou zpěvy jednoduché struktury vhodné při komunikaci na delší vzdálenost, kdy nedochází k degradaci signálu.

Druhy, jež mají pouze jeden typ zpěvu (např. pěnkava obecná), nemají tolik možností při posuzování zdatnosti samců, proto je pro ně nejzásadnější srovnávání rozdílů časových a frekvenčních parametrů konkrétních struktur zpěvu (LEITAO a kol. 2004). Ovšem i u druhů s komplexnějšími zpěvy (např. kanár divoký) také často určité složky zpěvu slouží k nějaké funkci. Mnoho takových struktur samci produkují ve formě trylku – rychlé opakování elementů (např. lindušky horské a vlaštovky obecné). Tento způsob produkce je vysoce energeticky náročný a značí velkou konkurenceschopnost a kvalitu zpěváka (OBWERGER a GOLLER 2001).

Podle fáze reprodukčního cyklu samic můžeme usuzovat, za jakým účelem zrovna samec zpívá. V období před spárováním se snaží pomocí zpěvu získat partnerku. Po spárování brání teritorium (kvůli potravním zdrojům a hlídání partnerky), může stimulovat ovulační cyklus samice a jak je běžné pro naprostou většinu pěvců, získává jiné samice k mimopárové kopulaci (LOGAN a kol. 1990, GRIFFITH a kol. 2002, CATCHPOLE a SLATER 2008). Toto chování je výhodné jak pro samce, tak i pro samici. Samec si větším počtem samic, s kterými se spáří, zvyšuje reprodukční úspěch a samice usilují o maximální genetickou rozmanitost svých potomků (např. HASSELQUIST a kol. 1996). V době vylíhnutí mláďat samci zpívají v blízkosti hnízda, než mladé nakrmí, aby se naučila spojovat si zpěv s potravou, což jim později usnadní rozpoznávání rodičů (např. HUNTSMAN a RITCHISON 2002).

Samci některých druhů často používají své zpěvy během letu. Takové chování může mít několik důvodů. Například mohou inzerovat svůj zpěv na větší vzdálenost (např. PINKOWSKI 1971) a u mnoha druhů bylo pozorováno použití zpěvů v letu jako únikové o obrané strategie v přítomnosti predátora v teritoriu (např. CRESSWELL 1994).

Většina pěvců podle zpěvu velmi dobře rozlišuje mezi sousedy a cizími samci, ale jen v nemnoha případech je známa konkrétní charakteristika zpěvu zodpovědná za individuální rozpoznávání (např. RITCHISON 1991, XIA a kol. 2010). Zvláště pro samce důležité vědět, zda se v blízkosti jejich území pohybuje jedinec, kterého znají a tuší, co mohou od něj očekávat, anebo se jedná o cizince, jež by mohl mít podstatně větší zájem o jejich teritorium či samici (CATCHPOLE a SLATER 2008).

Celkově se nedají ustanovit přesná obecná pravidla, podle kterých by byly všechny typy zpěvu rozděleny v závislosti na funkci. Ne vždy je totiž zřejmé, v jakém kontextu jsou dané typy nebo struktury zpěvu vlastně používány, mohou se i funkčně doplňovat (např. u pěnkavy obecné) nebo sloužit k oběma funkcím zároveň (např. u slavíka modráčka; *Luscinia svecica*). U některých druhů se funkce zpěvu odvozuje na základě podobného chování u

jiného druhu, u kterého je již funkce objasněná (např. MATHER a ROBERTSON 1992, GRUBER a NAGLE 2010). Na základě těchto zjištění si myslím, že výzkum vokalizačního chování pěvců může i dnes přinášet zajímavé poznatky, které mohou přispět k objasnění obecnějších teorií o funkcích zpěvu a zejména pak o jeho evoluci.

Utřídění poznatků o funkcích zpěvu mi následně pomůže při mé diplomové práci, ve které se zaměřím na zpěv konkrétního druhu pěvce - lindušky lesní, u které budu detailně analyzovat strukturu zpěvu. Nejprve se zaměřím na sezónní a meziroční stabilitu repertoáru a následně se pokusím objasnit funkční význam typů zpěvu, které běžně používá a slabiky zpívané v trylku jako možného indikátoru samčí kvality.

6. SEZNAM LITERATURY

* sekundární citace

- AKÇAY, E. a ROUGHGARDEN, J. (2007): Extra-pair paternity in birds: review of the genetic benefits. *Evolutionary Ecology Research*, 9: 855–868
- ALBRECHT, D. J. a ORING, L. W. (1995): Song in chipping sparrows, *Spizella passerina*: structure and function. *Animal Behaviour*, 50: 1233–1241
- AMMER, F. K. a CAPP, M. S. (1999): Song versatility and social context in the Bobolink. *The Condor*, 101: 686–688
- ANDERSSON, M. (1994): Sexual selection. *Princeton University Press*, Princeton
- BALLENTINE, B., HYMAN, J. a NOWICKI, S. (2004): Vocal performance influences female response to male bird song: an experimental test. *Behavioral Ecology*, 15: 163–168
- BALSBY, T. J. S. (2000): The function of song in Whitethroats *Sylvia communis*. *Bioacoustics*, 11: 17–30
- BALSBY, T. J. S. a DABELSTEEN, T. (2003): Male singing behaviour and female presence in the territory in whitethroats *Sylvia communis*. *Acta Ethologica*, 5: 81–88
- BALSBY, T. J. S. a HANSEN, P. (2010): Element repertoire: change and development with age in Whitethroat *Sylvia communis* song. *Journal of Ornithology*, 151: 469–476
- BECKETT, M. D. a RITCHISON, G. (2010): Effects of breeding stage and behavioral context on singing behavior of male indigo buntings. *Wilson Journal of Ornithology*, 122: 655–665
- BEEBEE, M. D. (2002): Song sharing by yellow warblers differs between two modes of singing: implications for song function. *The Condor*, 104: 146–155
- BENSCH, S. a HASSELQUIST, D. (1992): Evidence for active female choice in a polygynous warbler. *Animal Behaviour*, 44: 301–311
- BROOKS, R. J. a FALLS, J. B. (1975a): Individual recognition by song in white-throated sparrows. I. *Canadian Journal of Zoology*, 53: 879–888
- BROOKS, R. J. a FALLS, J. B. (1975b): Individual recognition by song in white-throated sparrows. III. *Canadian Journal of Zoology*, 53: 1749–1761

- BRUNNER, P. a PASINELLI, G. (2010): Variation in singing style use in the reed bunting *Emberiza schoeniclus*: influencing factors and possible functions. *Journal of Avian Biology*, 41: 388-397
- BUCHANAN, K. L. a CATCHPOLE, C. K. (1997): Female choice in the sedge warbler, *Acrocephalus schoenobaenus*: multiple cues from song and territory quality. *Proceedings of the Royal Society London B*, 264: 521-526
- BYERS, B. E. (1995): Song types, repertoires and song variability in a population of chestnut-sided warblers. *The Condor*, 97: 390-401
- BYERS, B. E. (1996): Messages encoded in the songs of chestnut-sided warblers. *Animal Behaviour*, 52: 691-705
- BYERS, B. E. (2007): Extrapair paternity in chestnut-sided warblers is correlated with consistent vocal performance. *Behavioural Ecology*, 18: 130-136
- BYERS, B. E. a KROODSMA, D. E. (2009): Female mate choice and songbird song repertoires. *Animal Behaviour*, 77: 13-22
- CATCHPOLE, C. K. (1973): Conditions of co-existence in sympatric breeding populations of *Acrocephalus* warblers. *Journal of Animal Ecology*, 42: 623-635
- CATCHPOLE, C. K. (1983): Variation in the song of the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* in relation to mate attraction and territorial defence. *Animal Behaviour*, 31: 1217-1225
- CATCHPOLE, C. K. (1987): Bird song, sexual selection and female choice. *Trends in Ecology & Evolution*, 2: 94-97
- CATCHPOLE, C. K. a LEISLER, B. (1996): Female aquatic warblers (*Acrocephalus paludicola*) are attracted by playback of longer and more complicated songs. *Behaviour*, 133: 1153-1164
- CATCHPOLE, C. K. a SLATER, P. J. B. (2008): Bird Song, Biological Themes and Variations, Second Edition. *Cambridge University Press*, 335 s.
- CRESSWELL, W. (1994): Song as a pursuit-deterrent signal, and its occurrence relative to other anti-predation behaviors of Skylark (*Alauda arvensis*) on attack by Merlins (*Falco columbarius*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34: 217-223
- *DARWIN, C. (1871): The Descent of Man and Selection in Relation to Sex. DOWN, BECKENHAM, KENT (1874)
- DRAGANOIU, T., I., NAGLE, L. a KREUTZER, M. (2002): Directional female preference for an exaggerated male trait in canary (*Serinus canaria*) song. *Proceedings of the Royal Society London B*, 269: 2525-2531
- DUFFY, D. L. a BALL, G. F. (2002): Song predicts immunocompetence in male European starlings (*Sturnus vulgaris*). *Proceedings of the Royal Society London B*, 269: 847-852
- DUGUAY, P. J. a RITCHISON, G. (1998): A contextual analysis of singing behavior in male Tufted titmice. *Journal of Field Ornithology*, 69: 85-94
- ERIKSSON, D. a WALLIN, L. (1986): Male bird song attracts females – a field experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19: 297-299
- FALLS, J. B. a BROOKS, R. J. (1975): Individual recognition by song in white-throated sparrows. II. *Canadian Journal of Zoology*, 53: 1412-1420
- FORSTMEIER, W. (2002). Benefits of early arrival at breeding grounds vary between males. *Journal of Animal Ecology*, 71: 1-9
- FORSTMEIER, W., BALSBY, T. J. S. (2002): Why mated Dusky warblers sing so much: territory guarding and male quality announcement. *Behaviour*, 139: 89-111
- FORSTMEIER, W., KEMPENAERS, B., MEYER, A. a LEISLER, B. (2002): A novel song parameter correlates with extra-pair paternity and reflects male longevity. *Proceedings of the Royal Society London B*, 269: 1479-1485

- GALEOTTI, P., SAINO, N., SACCHI, R. a MØRLLER, A. P. (1997): Song correlates with social context, testosterone and body condition in male barn swallows. *Animal Behaviour*, 53: 687–700
- GARAMSZEGI, L. Z., PAVLOVA, D. Z., EENS, M. a MØLLER, A. P. (2007): The evolution of song in female birds in Europe. *Behavioral Ecology*, 18: 86-96
- GENTNER, T. Q. a HULSE, S. H. (2000): Female European starling preference and choice for variation in conspecific male song. *Animal Behaviour*, 59: 443-458
- GIL, D. a GAHR, M. (2002): The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 17: 133-141
- GIL, D., SLATER, P. J. B., GRAVES, J. A. (2007): Extra-pair paternity and song characteristics in the willow warbler *Phylloscopus trochilus*. *Journal of Avian Biology*, 38: 291–297
- GRIFFITH, S. C., OWENS, I. P. a THUMAN, K. A. (2002): Extra-pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology*, 11: 2195-2212
- GROSCHUPF, K. (1985): Changes in Five-striped sparrow song in intrasexual and intersexual contexts. *The Wilson Bulletin*, 97: 102-106
- GRUBER, T. a NAGLE, L. (2010): Territorial reactions of male Yellowhammers (*Emberiza citrinella*) toward a specific song structure. *Journal of Ornithology*, 151: 645-654
- HALUPKA, K. a BOROWIEC, M. (2005): Male whitethroats, *Sylvia communis*, advertise their future contribution to paternal care. *Behaviour*, 143: 1-14
- HAMAO, S. (2008): Singing strategies among male Black-browed Reed Warblers *Acrocephalus bistrigiceps* during the post-fertile period of their mates. *Ibis*, 150: 388-394
- HASSELQUIST, D., BENSCH, S. a VON SCHANTZ, T. (1996): Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature*, 381: 229-232
- HAUSBERGER, M., RICHARDYRIS, M.A., HENRY, L., LEPAGE, L., SCHMIDT, I. (1995): Song sharing reflects the social organization in a captive group of European starlings (*Sturnus vulgaris*). *Journal of Comparative Psychology*, 109: 222–241
- HIGHSMITH, R. T. (1989): The singing behavior of golden-winged Warblers. *The Wilson Bulletin*, 101: 36-50
- *HOFSLUND, P. B. (1959): A life history study of the Yellowthroat, *Geothlypis trichas*. *Proceedings of Minnesota Academy of Science*, 27: 144-174
- HUNTSMAN, B. O. a RITCHISON, G. (2002): Use and possible functions of large song repertoires by male Eastern Bluebirds. *Journal of Field Ornithology*, 73: 372-378
- CHRISTIE, P. J., MENNILL, D. J. a RATCLIFFE, L. M. (2004): Pitch shifts and song structure indicate male quality in the dawn chorus of black-capped chickadees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55: 341–348
- ILLES, A. E., HALL, M. L. a VEHRENCAMP, S. L. (2006): Vocal performance influences male receiver response in the bande wren. *Proceedings of the Royal Society London B*, 273: 1907-1912
- JOHNSON, L. S. a KERMOTT, L. H. (1991): The functions of song in male House wrens (*Troglodytes aedon*). *Behaviour*, 116: 190–206
- JOHNSON, L. S. a SEARCY, W. A. (1996): Female attraction to male song in House wrens (*Troglodytes aedon*). *Behaviour*, 133: 357-366
- KELSEY, M. G. (1989): A comparison of the song and territorial behaviour of a long-distance migrant, the marsh warbler *Acrocephalus palustris*, in summer and winter. *Ibis*, 131: 403-414
- KREBS, J. R. (1976): Habituation and song repertoires in the great tit. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1: 215-227
- *KREBS, J. R. (1977): The significance of song repertoires: the Beau Geste hypothesis.

- Animal Behaviour*, 25: 475-478
- *KREBS, J. R., ASHCROFT, R. A WEBBER, M. (1978): Song repertoires and territory defense in the Great Tit. *Nature*, 271: 539-542
- KROODSMA, D. E. (1976): Reproductive development in a female songbird: Differential stimulation by quality of male song. *Science*, 192: 574-575
- LANGMORE, N. E., DAVIES, N. B., HATCHWELL, B. J. a HARTLEY, I. R. (1996): Female song attracts males in the alpine accentor *Prunella collaris*. *Proceedings of The Royal Society London B*, 263: 141-146
- LANGMORE, N. E. (1998): Functions of duet and solo songs of female birds. *Trends in Ecology & Evolution*, 13: 136-140
- LATTIN, C. a RITCHISON, G. (2009): Intra- and intersexual functions of singing by male Blue Grosbeaks: the role of within-song variation. *Wilson Journal of Ornithology*, 121: 714-721
- LEIN, M. R. (2008): Song variation in Buff-breasted Flycatchers (*Empidonax fulvifrons*). *Wilson Journal of Ornithology*, 120: 256-267
- LEITAO, A. a RIEBEL, K. (2003): Are good ornaments bad armaments? Male chaffinch perception of songs with varying flourish length. *Animal Behaviour*, 66: 161-167
- LEITAO, A., VAN DOOREN, T. J. M. a RIEBEL K. (2004): Temporal variation in chaffinch *Fringilla coelebs* song: interrelations between the trill and flourish. *Journal of avian biology*. 35: 199-203
- LIU, W.-C. (2001): Development, variation and use of song by chipping sparrows. Ph.D. thesis, University of Massachusetts, Amherst
- LIU, W.-C. (2004): The effect of neighbours and females on dawn and daytime singing behaviours by male chipping sparrows. *Animal Behaviour*, 68: 39-44
- LOGAN, C. A. (1983): Reproductively dependent song cyclicity in mated male mockingbirds *Mimus polyglottos*. *The Auk*, 100: 404-413
- LOGAN, C. A., HYATT, L. E. a GREGORCYK, L. (1990): Song playback initiates nest building during clutch overlap in mockingbirds, *Mimus polyglottos*. *Animal Behaviour*, 39: 943-953
- MACNALLY, R. C. a LEMON, R. E. (1985): Repeat and serial singing modes in American redstarts (*Setophaga ruticilla*): a test of functional hypotheses. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 69: 191-202
- MARLER, P. a SLABBEKOORN, H. (2004): Nature's music - The science of birdsong. Chapter 2 - Vocal fighting and flirting: the functions of birdsong by Sarah Collins, pp 39-79. *Elsevier Academic Press*, 513 s
- MATHER, M. H., ROBERTSON, R. J. (1992): Honest advertisement in flight displays of bobolinks (*Dolichonyx oryzivorus*). *American Ornithologists' Union*, 109: 869-873
- MCDONALD, M. V. (1989): Function of song in Scott's seaside sparrow. *Animal Behaviour*, 38: 468-485
- MCGREGOR, P. K. a HORN, A. G. (1992): Strophe length and response to playback in Great Tits. *Animal Behaviour*, 43: 667-676
- MØLLER, A. P. (1988): Spatial and temporal distribution of song in the Yellowhammer *Emberiza citrinella*. *Ethology*, 78: 321-331
- MØLLER, A. P. (1991a): Influence of wing and tail morphology on the duration of song flight in Skylarks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28: 309-314
- MØLLER, A. P. (1991b): Why mated songbirds sing so much: mate guarding and male announcement of mate fertility status. *The American Naturalist*, 138: 994-1014
- MORSE, D. H. (1989): Song patterns of warblers at dawn and dusk. *The Wilson Bulletin*, 101: 26-35
- MOUNTJOY, D. J. a LEMON, R. E. (1991): Song as an attractant for male and female

- European starlings, and the influence of song complexity on their response. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28: 97-100
- NELSON, D. A. a CRONER, L. J. (1991): Song categories and their functions in the field sparrow (*Spizella pusilla*). *The Auk*, 108: 42-52
- NEMETH, E. (1996): Different singing styles in mated and unmated Reed Buntings *Emberiza schoeniclus*. *Ibis*, 138: 172-176
- NOTTEBOHM, F. a NOTTEBOHM, M. E. (1978): Relationship between song repertoire and age in the canary, *Serinus canaries*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 46: 298-305
- NOWICKI, S. a SEARCY, W. A. (2004): Song function and the evolution of female preferences: Why birds sing and why brains matter. *Behavioral Neurobiology of Birdsong*, 1016: 704-723
- NOWICKI, S., SEARCY, W. A. a HUGHES, M. (1998): The territory defense function of song in Song Sparrows: a test with the speaker occupation design. *Behaviour*, 135: 615-628
- OBWERGER, K. a GOLLER, F. (2001): The metabolic costs of birdsong production. *Journal of Experimental Biology*, 204: 3379-3388
- PASTEAU, M., NAGLE, L. a KREUTZER, M. (2009): Preferences and predispositions of female canaries (*Serinus canaria*) for loud intensity of male sexy phrases. *Biological Journal of the Linnean Society*, 96: 808-814
- *PEEK, F. W. (1972): An experimental study of the territorial function of vocal and visual display in the male red-winged blackbird. *Animal Behaviour*, 20: 112-118
- PEREYRA, M. E. a MORTON, M. L. (2010): Flight songs of Dusky Flycatchers: a response to bird-hunting raptors? *Journal of Field Ornithology*, 81: 42-48
- PINKOWSKI, B. C. (1971): Some observations on the vocalizations of the eastern bluebird. *Bird-Banding*, 42: 20-27
- PODOS, J. (1997): A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (*Passeriformes: Emberizidae*). *Evolution*, 51: 537-551
- RADESATER, T., JAKOBSSON, S., ANDBJER, N., BYLIN, A., NYSTROM, K. (1987): Song rate and pair formation in the willow warbler *Phylloscopus trochilus*. *Animal Behaviour*, 35: 1645-1651
- REHSTEINER, U., GEISSER, H., REYER, H. U. (1998): Singing and mating success in water pipits: one specific song element makes all the difference. *Animal Behaviour*, 55: 1471-1481
- REID, J. M., ARCESE, P., CASSIDY, A. L. E. V., HIEBERT, S. M., SMITH, J. N. M., STODDARD, P. K., MARR, A. B., KELLER, L. F. (2004): Song repertoire size predicts initial mating success in male song sparrows, *Melospiza melodia*. *Animal Behaviour*, 68: 1055-1063
- REID, J. M., ARCESE P., CASSIDY, A. L. E. V., HIEBERT, S. M., SMITH, J. N. M., STODDARD, P. K., MARR, A. B., KELLER, L. F. (2005): Fitness correlates of song repertoire size in free-living song sparrows (*Melospiza melodia*). *The American Naturalist*, 165: 299-310
- RIEBEL, K. a SLATER, P. J. B. (1998): Testing female chaffinch song preferences by operant conditioning. *Animal Behaviour*, 56: 1443-1453
- RITCHISON, G. (1991): The flight songs of Common Yellowthroats: description and causation. *The Condor*, 93: 12-18
- RITCHISON, G. (1995): Characteristics, use, and possible functions of the perch songs and chatter calls of male Common Yellowthroats. *The Condor*, 97: 27-38
- SEARCY, W. A. (1992): Song repertoire and mate choice in birds. *American Zoologist*, 32: 71-80
- SEARCY, W. A. a ANDERSSON, M. (1986): Sexual selection and the evolution of song.

- Annual Review of Ecology*, 17: 507-533
- SEARCY, W. A. a NOWICKI, S. (2008): Bird song and the problem of honest communication. *American Scientist*, 96: 114-121
- SEARCY, W. A. a YASUKAWA, K. (1990): Use of the song repertoire in intersexual and intrasexual contexts by male red-winged blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27: 123-128
- SEARCY, W. A. a YASUKAWA, K. (1996): The reproductive success of secondary females relative to that of monogamous and primary females in Red-winged Blackbirds. *Journal of Avian Biology*, 27: 225-230
- SMITH, D. G. (1979): Male singing ability and territory integrity in red-winged blackbirds *Agelaius phoeniceus*. *Behaviour*, 68: 193-206
- STAICER, C. A. (1989): Characteristics, use, and significance of two singing behaviors in Grace's warbler. *The Auk*, 106: 49-63
- STAICER, C. A. (1996). Acoustical features of song categories of the Adelaide's Warbler (*Dendroica adalaidae*). *The Auk*, 113:771-783
- *SUTHERS, R. A. a GOLLER, F. (1997): Motor correlates of vocal diversity in songbirds. *Current Ornithology*, 14: 235-288
- TEMERIN, H. (1986): Singing behaviour in relation to polyterritorial polygyny in the Wood warbler (*Phylloscopus sibilatrix*). *Animal Behaviour*, 34: 146-152
- THOMPSON, N. S., LEDOUX, K., MOODY, K. (1994): A system for describing bird song units. *Bioacoustics, The International Journal of Animal Sound and its Recording*, 5: 267-279
- VALLET, E., BEME, I., KREUTZER, M. (1998): Two-note syllables in canary songs elicit high levels of sexual display. *Animal Behaviour*, 55: 291-297
- VALLET, E. a KREUTZER, M. (1995): Female canaries are sexually responsive to special song phrases. *Animal Behaviour*, 49: 1603-1610
- WEARY, D. M., LEMON, R. E. a PERREAULT, S. (1994): Different responses to different song types in American redstarts. *The Auk*, 111: 730-734
- WEEDEN, J. S. a FALLS, J. B (1959): Differential responses of male Ovenbirds to recorded songs of neighboring and more distant individuals. *The Auk*, 76: 343-351
- WILEY, R. H. (2005): Individuality in songs of Acadian flycatchers and recognition of neighbours. *Animal Behaviour*, 70: 237-247
- WUNDERLE, J. M. JR. (1978): Differential response of territorial yellowthroats to the songs of neighbors and non-neighbors. *The Auk*, 95: 389-395
- XIA, C., XIAO, H. a ZHANG, Y. (2010): Individual variation in Brownish-flanked Bush Warbler songs. *The Condor*, 112: 591-595